

# トマトの染色体断片置換系統における高糖度と尻腐れ果発生抑制に関する生理学的・遺伝学的研究

著者	池田 裕樹
学位授与機関	Tohoku University
学位授与番号	11301甲第16079号
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10097/58243">http://hdl.handle.net/10097/58243</a>

# 博士論文内容要約

トマトの染色体断片置換系統における  
高糖度と尻腐れ果発生抑制に関する  
生理学的・遺伝学的研究

池 田 裕 樹

## まえがき

トマトは世界で最も生産量の多い野菜で、年間約 1 億 6,000 万トンが生産されている (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2012)。生産量は 10 年前に比べて約 1.5 倍と、生食用、加工用ともに増加傾向にある。また、加工産業への投資や生産システムの開発、あるいは新品種の開発が積極的に行われていることから、今後市場における重要性は一層高まり、生産量の増加が続くことが予想される (Costa・Heuvelink, 2012)。食品としては生食用および加工用のいずれのトマトも重要であり、糖やアミノ酸、ビタミンやミネラルを含む上、抗酸化成分であるリコピンの含量が高いことから機能性も高い (加屋, 2010; 田淵, 2007)。

トマトをはじめとする多くの果菜や果樹における重要な品質決定要因として、果実中に含まれる糖が挙げられる。我が国では食生活が豊かになるとともに、味や品質の優れたトマトに対する需要が高まり、水分ストレスなどによる高糖度トマトの生産技術が実用化されている (住田, 2003; 田中, 1995)。しかし、トマトの栽培種である *Solanum lycopersicum* の糖度は遺伝的に低い上、遺伝的多様性にも乏しいことから (Lindhout, 2012)、交雑親として栽培種を用いた育種による果実の高糖度化は難しい。一方、*S. pennellii* や *S. pimpinellifolium* といったトマトの野生種は、栽培種が品種改良の過程で失ったと考えられる有用遺伝子を含んでいることから、育種素材としての利用価値が高い (Lindhout, 2012; Tanksley・McCouch, 1997)。しかし、野生種を有用遺伝子の単離や品種改良に利用する場合、果実の糖度など有用形質の多くが量的形質であることや、野生種が種々の不良形質を有することが問題となる。

量的形質の評価を効率的に行うため、トマトでは栽培種 *S. lycopersicum* cv. M82 (以下 M82) の染色体の一部を、野生種 *S. pennellii* LA716 の染色体に置換した染色体断片置換系統 (Introgression Line, IL) が 76 系統作成されている (Eshed・Zamir, 1995)。染色体断片置換系統は、野生種の不良形質を排除するとともに個々の量的形質遺伝子座

(QTL)を単一因子として解析することが可能な、学術的にも実用的にも優れた素材である。*S. pennellii*は果実は小さいが、高糖度の緑熟果を形成し、塩ストレス耐性や乾燥ストレス耐性、病虫害抵抗性を有するなど、種々の有用形質をもつ (Atares ら, 2011; Bretó ら, 1993; Leckie ら, 2012)。これまでに、糖度に関わる QTL の 1 つである *Brix9-2-5* が、この *S. pennellii* 由来の染色体断片置換系統を利用して明らかにされている (Fridman ら, 2000; Fridman ら, 2004)。

染色体断片置換系統のうち、M82 の第 8 染色体の一部が *S. pennellii* の染色体で置換された IL8-3 の果実は、M82 の果実に比べて糖度が高いとされている (Eshed・Zamir, 1995; Gur・Zamir, 2004)。さらに、その後の研究によって、IL8-3 は M82 と比べて塩ストレスに強く、尻腐れ果の発生も抑制されることが明らかになってきた (Uozumi ら, 2012)。そこで本研究では、IL8-3 が示す有用形質のうち、果実の高糖度化と尻腐れ果の発生抑制に焦点を当て、生理学のおよび遺伝学的解析を行った。第 1 章では、IL8-3 の果実が高糖度となる生理学的機構の検討と高糖度化に関わる遺伝子の単離を進めた。第 2 章では、IL8-3 において尻腐れ果の発生が抑制される生理学的機構について検討した。第 3 章では、IL8-3 の果実における高糖度化や有用成分の増加に関わる生理機構を解明するため、メタボローム解析とトランスクリプトーム解析を行った。

## 第 1 章 IL8-3 の果実における高糖度に関する生理学的・遺伝学的解析

### 緒 言

果実の品質は、大きさや形、色などの視覚的要素と、糖度、酸度などの味覚的要素とのバランスにより構成されている (Lindhout, 2012)。果実の味は主に糖、有機酸、揮発性物質に影響されるが、我が国では甘い果実の需要が高いことから、水ストレスや塩ストレス処理、根域制限処理によって糖度を上昇させたトマトが人気を博している

(Lindhout, 2012; 斎藤ら, 2006; 吉田ら, 2010). しかし, ストレスを与える栽培においては, 管理に手間がかかる上, 果実が小型化し, 尻腐れ果が増加するという問題がある (斎藤ら, 2006). そのため, 既存の品種よりも遺伝的に糖度が高い品種の育成が期待されている.

まえがきで述べたように, トマトの野生種には, 栽培種にはない有用遺伝子をもつものが少なくない. 実際, 果実品質に関わる QTL が *S. pennellii* や *S. pimpinellifolium*, *S. peruvianum*, *S. hirsutum* などで見出されており (Lindhout, 2012), 育種素材として利用価値が高い. 野生種のもつ有用形質の交雑による栽培種への導入はこれまでも行われてきたが, その対象は主に病虫害抵抗性など単一の遺伝子座に支配される形質であった (加屋, 2010). 一方, 果実の糖度など果実品質に関わる形質は QTL に支配されるため, 遺伝子間の相互作用や環境の影響によって表現型が安定せず, 解析は困難である. そこで本研究では, 糖度に関する QTL を単一因子として解析するために IL8-3 を用いた.

IL8-3 は果実の糖度に関する主要な QTL を有しており, 親品種の M82 に対する高糖度化の割合は, すでに解明されている第 9 染色体の QTL より大きい (Gur・Zamir, 2004). これまでにトマトにおいて同定された糖度に関する QTL は, 第 9 染色体の *Brix9-2-5* のみであることから, 本章では IL8-3 を用いて解析を進めることとした.

## 結果および考察

トマトの栽培種 M82 の第 8 染色体の一部が *S. pennellii* の染色体に置換された IL8-3 は, M82 に比べて果実の糖度が高いことから, トマトの第 8 染色体には糖度に関する QTL が存在することが示唆されている (Eshed・Zamir, 1995). そこで, 既存の DNA マーカーを使用して IL8-3 F<sub>2</sub> 集団から組換え個体を選抜するとともに, 新たに作成した DNA マーカーも含めて組換え位置の詳細な解析を行った. また, 選抜された組換え個体における果実の糖度の比較を行った. その結果, 糖度の QTL は第 8 染色体の約 100

kbp の領域に存在することが明らかとなった.

M82 と IL8-3 において, 当該領域に存在する遺伝子の塩基配列を比較するとともに, アミノ酸配列の違いが認められた数個の遺伝子について発現解析を行った. その結果, いずれの遺伝子も M82 と IL8-3 において一定の発現がみられ, 一部の遺伝子については発現差も認められた.

果実の糖含量を測定したところ, 発育後期において M82 と IL8-3 の間で差が生じ, その要因はヘキソース含量の違いであった (第 1 図). 果実において糖の蓄積と関係するデンプン含量の測定を行ったところ, 発育前期における IL8-3 のデンプン含量が M82 に比べて高かった (第 2 図). また, デンプン合成の鍵酵素である AGPase の活性も, 同時期の IL8-3 の果実において M82 より高かった (第 3 図). 以上のことより, IL8-3 の果実の発育前期における高い AGPase 活性とそれに伴うデンプンの蓄積が, 果実の発育後期のヘキソース含量の増加につながったと考えられた.

## 第 2 章 IL8-3 における尻腐れ果の発生抑制に関する生理学的研究

### 緒 言

園芸作物では, 養分の過不足や高低温, 日照不足, 土壌の乾湿などが生理障害の発生を誘導し, 商品価値を著しく低下させる (元木, 2014). トマトでは乱形果, 空洞果, 尻腐れ果, 条腐れ果, 裂果など様々な生理障害が知られている (田淵, 2007). 中でも尻腐れ果の発生は, 世界のトマト生産における損失の 50%を占めるとも言われる重要な生理障害である (Taylor・Locascio, 2004). また, 近年の果実の高糖度化を目的とした水ストレスや塩ストレス処理, あるいは根域制限栽培により, 尻腐れ果の発生が増加することも知られている (斎藤ら, 2006). したがって, 尻腐れ果の発生抑制はトマトの生産における重要な課題である.

尻腐れが起こったトマトの果実は、果頂部の細胞が壊死して褐変する。尻腐れ果では、まず細胞内の物質が漏出して原形質分離と膜タンパク質の分解が起こり、果頂部の表面が水浸状になった後、細胞が壊死して組織が変色する (De Freitas ら, 2011; Ho・White, 2005; Saure, 2001)。尻腐れ果は、健全な果実に比べて成熟が早くサイズも小さい (Aktas ら, 2005)。果実内部で尻腐れが進行することもあり、その場合は種子周辺と果頂部の柔組織が褐変して壊死する (Adams・Ho, 1992; Ho・White, 2005)。

トマトの尻腐れ果は低カルシウム (Ca) 環境下で発生しやすいことや尻腐れ果の Ca 含量が低いこと、さらには Ca を散布すると発生が抑えられることが知られている (Ho ら, 1993; Ho・White, 2005; White・Broadley, 2003)。したがって、尻腐れ果の発生要因は果実の Ca 不足であると考えられている。また、強光や高温に起因する果実の急速な肥大により、果頂部への Ca の移行が不十分になるため、あるいは Ca の必要量が多くなって供給が間に合わないために発生することも報告されている (Ho ら, 1993; Ho・White, 2005)。一方、生食用トマトよりも加工用トマトで発生しやすく、ミニトマトや野生種では発生し難いとされている (Ho・White, 2005)。以上のように、トマトの尻腐れ果の発生について検討する場合、栽培環境の影響とともに遺伝的な影響も考慮する必要がある。

本研究で用いられている IL8-3 は、尻腐れ果の発生率が M82 に比べて低いこと、および第 8 染色体の BAC クローン 2 個分の領域に尻腐れ果の発生を抑制する遺伝子が存在することがすでに報告されている (Uozumi ら, 2012)。したがって IL8-3 は、トマトの尻腐れ果の発生に関する機構の解明や、原因遺伝子の単離に適した材料である。これまでのところ、尻腐れ果の発生に関する同質遺伝子系統ないしは準同質遺伝子系統を用いた生理学的な研究が見当たらないことから、第 2 章では IL8-3 を用いて尻腐れ果の発生機構を検討した。

## 結果および考察

すでに報告されている、IL8-3 における尻腐れ果の発生抑制は、本研究でも確認された。トマトの尻腐れ果の発生の原因は、開花後 15 日 (DAF) までの果頂部における Ca 不足であると考えられていることから、M82 と IL8-3 で 11~15DAF の果実、根、茎、葉における Ca 含量を測定した。その結果、果実と葉では、M82 に比べて IL8-3 における Ca 含量が高かったが、根と茎では差はなかった。よって、IL8-3 における尻腐れ果の発生抑制は、果実における高い Ca 含量に起因すること、およびこの高い Ca 蓄積能は果実と葉に共通することが明らかとなった。また、果実の肥大速度を M82 と IL8-3 で比較したところ、発育初期の果実肥大速度が尻腐れ果の発生の割合と関係していることが示唆された。

トマト果実で  $\text{Ca}^{2+}$  輸送に関わると考えられる CAX,  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase,  $\text{Ca}^{2+}$  チャネル, NCX の各遺伝子の発現を、尻腐れ果の発生において重要な 10DAF の果実において測定した。その結果、各遺伝子ファミリーの中での発現の高低、および M82 と IL8-3 における発現の違いが明らかとなり、これらの遺伝子が関わる  $\text{Ca}^{2+}$  輸送が尻腐れ果の発生の割合と関係していることが示唆された。

## 第 3 章 IL8-3 の果実における発育段階別のオミクス解析

### 緒 言

生物が有する遺伝情報のすべてを分子レベルで理解するためには、ゲノム DNA の全塩基配列を決定するとともに、遺伝子のはたらきを明らかにする必要がある。近年、次世代シーケンサー (NGS) の開発と普及により、非モデル生物においてもゲノム解読が進められている (Wei ら, 2013)。園芸作物であるトマトでも、2012 年に栽培種 *S. lycopersicum* cv. Heinz 1706 のゲノムの全塩基配列が公開された (The Tomato



Genome Consortium, 2012). その結果, トマトのゲノムサイズは約 900Mbp で, 約 35,000 の遺伝子が存在することが明らかとなった. その後, International Tomato Annotation Group (ITAG) による各遺伝子の機能推定や (Bombarely ら, 2011), 形質転換体や突然変異体の利用による機能解析が進められている. しかし, 植物の中で最も早くゲノムの全塩基配列の解読が終了したシロイヌナズナでも, タンパク質をコードしている約 27,000 遺伝子のうち実験的に機能が明らかにされているのは約 11,000 遺伝子であり, 未だ半数以上の遺伝子の機能が明らかになっていない (The Multinational Arabidopsis Steering Committee, 2013). したがって, ゲノムプロジェクトや NGS による解析で得られた膨大なゲノム情報の解析と利用が, 今後の植物生命科学における課題として挙げられている.

ゲノム情報から個々の遺伝子の機能を効率よく解析し, 植物の生命活動を理解するためには, ポストゲノム研究が重要となる (緒方・野島, 2000). 最近のポストゲノム研究においては, ゲノムの全塩基配列の利用が容易になってきたため, 個々の遺伝子ではなく全遺伝子を対象とした網羅的な発現解析手法であるトランスクリプトーム解析が盛んに行われるようになってきた. さらに, 代謝物やタンパク質を網羅的に定量解析する手法であるメタボローム解析やプロテオーム解析などをあわせたオミクス解析によって, 生命現象の全体像を総合的に理解しようとする研究手法も一般的になりつつある (平井, 2013).

第 1 章と第 2 章において, 果実の糖度と尻腐れ果の発生抑制に関する有用遺伝子が IL8-3 領域に存在すること, およびその生理学的機構の一端を明らかにした. そこで第 3 章では, M82 と IL8-3 の各発育段階の果実を用いて, 高糖度に関する生理学的機構の総合的な理解を進めること, および IL8-3 の新たな有用形質を見出すことを目的としたオミクス解析を行った.

## 結果および考察

M82 と IL8-3 の各発育段階の果実を用いて、高糖度に関する生理学的機構の理解を進めること、および IL8-3 における新たな有用形質を見出すことを目的に、メタボローム解析とトランスクリプトーム解析を行った。まず、10DAF から成熟期 (Ripe) までのメタボローム解析を行い、いくつかの代謝物の変動を明らかにした。Ripe において IL8-3 の含量が M82 の 2 倍以上であった代謝物の中には、食味に関わる物質、あるいは機能性に関わる物質が含まれていた。したがって、IL8-3 の果実では、糖に加え、種々の有用成分が増加していることが明らかとなった。また変動を明らかにした代謝物について主成分分析および階層クラスタリングを行ったところ、代謝物の変動パターンが似ている果実の発育段階と、大きく異なっている発育段階がみられた。したがって、IL8-3 では比較的小規模な染色体の置換が代謝に大きな影響を及ぼすことが明らかとなった。

トマトのゲノムの全塩基配列にもとづいた独自の DNA マイクロアレイを使用し、M82 と IL8-3 の果実における発育段階別のトランスクリプトーム解析を行い、発育段階と品種・系統に関する変動遺伝子を抽出した。これらの遺伝子の発現パターンから階層クラスタリングを行うとともに、ITAG2.3 により GO と対応付けされている遺伝子を機能別に分類した。その結果、変動遺伝子の半数以上が代謝に関わる Biological Process の機能を有するカテゴリーに分類されること、および階層クラスタリングにもとづくヒートマップにおける M82 と IL8-3 の違いは顕著ではないことが明らかとなった。

メタボローム解析で検出された代謝物とトランスクリプトーム解析で変動遺伝子として抽出された遺伝子について、KEGG PATHWAY Database の炭水化物関連代謝経路および窒素代謝関連経路に対応させたところ、M82 と IL8-3 の果実の代謝における違いに関するメカニズムを示すことができた。

## まとめ

本研究の結果、トマトの糖度の QTL は第 8 染色体の約 100kb の領域に限定され、糖度に関与する候補遺伝子をいくつかに絞り込むとともに、有力な候補遺伝子を見出した。IL8-3 における高糖度化の生理機構としては、AGPase 活性とデンプン含量の増加とともに、オミクス解析において、数種の炭水化物代謝関連遺伝子の関与が示された。一方、尻腐れ果発生抑制の生理機構については、果実の肥大速度と  $\text{Ca}^{2+}$  輸送体の重要性が明らかとなった。IL8-3 においては数種成分の含量が高く、尻腐れ果の発生率が低いなど、様々な有用性がある。また、メタボロームとトランスクリプトームの比較から、遺伝子発現の変化がダイナミックな代謝物の変化を誘導することも明らかとなった。したがって、本研究の成果によって、野生種の遺伝子を利用した画期的な品種の育成や、有用遺伝子の機能解明の進展が期待される。

## 引用文献

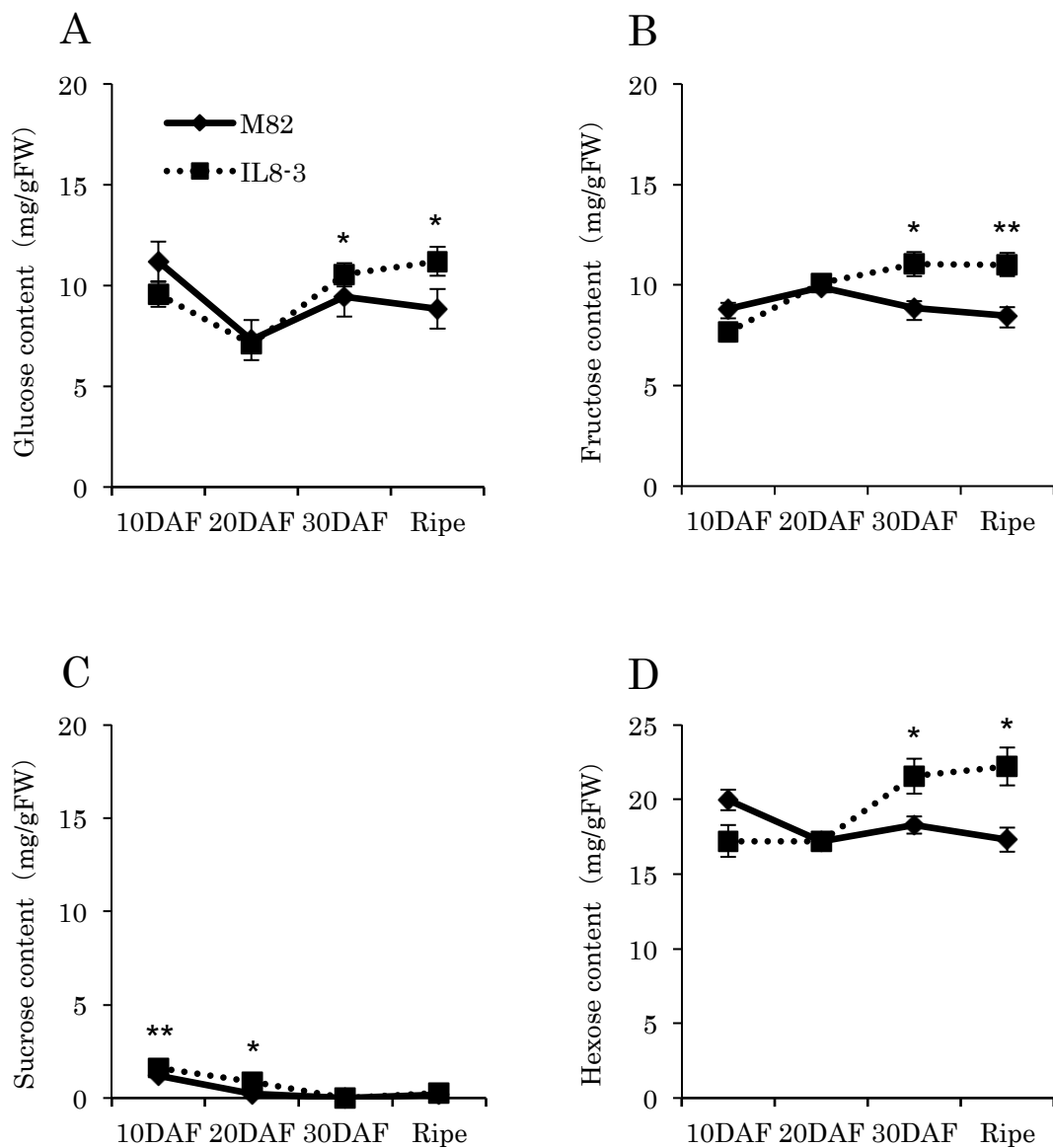
- Adams. P. and L. C. Ho. 1992. The susceptibility of modern tomato cultivars to blossom-end rot in relation to salinity. J. Hortic. Sci. 67: 827–839.
- Aktas. H., L. Karni, D-C. Chang, E. Turhan, A. Bar-Tal and B. Aloni. 2005. The suppression of salinity-associated oxygen radicals production, in pepper (*Capsicum annuum*) fruit, by manganese, zinc and calcium in relation to its sensitivity to blossom-end rot. Physiol. Plant. 123: 67–74.
- Atares, A., E. Moyano, B. Morales, P. Schleicher, J. O. Garcia-Abellan, T. Anton, B. Garcia-Sogo, F. Perez-Martin, R. Lozano, F. B. Flores, V. Moreno, M. C. Bolarin and B. Pineda. 2011. An insertional mutagenesis programme with

- an enhancer trap for the identification and tagging of genes involved in abiotic stress tolerance in the tomato wild-related species *Solanum pennellii*. Plant Cell Rep. 30: 1865–1879.
- Bombarely, A., N. Menda, I. Y. Tecle, R. M. Buels, S. Strickler, T. Fischer-York, A. Pujar, J. Leto, J. Gosselin and L. A. Mueller. 2011. The Sol Genomics Network (solgenomics.net): growing tomatoes using Perl. Nucleic Acids Res. 39: D1149–1155.
- Bretó, M. P., M. J. Asins and E. A. Carbonell. 1993. Genetic variability in *Lycopersicon* species and their genetic relationships. Theor. Appl. Genet. 86: 113–120.
- Costa, J. M. and E. Heuvelink. 2012. 作物としてのトマトとその産業. p. 23–29. エペ・フューヴェリンク編著. トマト オランダの多収技術と理論 (中野明正・池田秀男監訳). 農文協. 東京.
- De Freitas, S. T., M. Padda, Q. Wu, S. Park and E. J. Mitcham. 2011. Dynamic alternations in cellular and molecular components during blossom-end rot development in tomatoes expressing sCAX1, a constitutively active  $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$  antiporter from *Arabidopsis*. Plant Physiol. 156: 844–855.
- Eshed, Y. and D. Zamir. 1995. An introgression line population of *Lycopersicon pennellii* in the cultivated tomato enables the identification and fine mapping of yield-associated QTL. Genetics 141: 1147–1162.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2012. FAOSTAT. <<http://faostat.fao.org/>>.
- Fridman, E., F. Carrari, L. Yong-Sheng, Alisdair R. Fernie and D. Zamir. 2004. Zooming in on a quantitative trait for tomato yield. Science 305: 1786–1789.
- Fridman, E., T. Pleban and D. Zamir. 2000. A recombination hotspot delimits a

- wild-species quantitative trait locus for tomato sugar content to 484 bp within an invertase gene. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97: 4718–4723.
- Gur, A and D. Zamir. 2004. Unused natural variation can lift yield barriers in plant breeding. *Plos Biol.* 2: e245.
- 平井優美. 2013. オミクス統合解析による植物代謝の解明. p. 212–221. 福崎英一郎監修. メタボロミクスの先端技術と応用 普及版. シーエムシー出版. 東京.
- Ho, L. C., R. Belda, M. Brown, J. Andrews and P. Adams. 1993. Uptake and transport of calcium and the possible causes of blossom-end rot in tomato. *J. Exp. Bot.* 44: 509–518.
- Ho, L. C. and P. J. White. 2005. A cellular hypothesis for the induction of blossom-end rot in tomato fruit. *Ann. Bot.* 95: 571–581.
- Ikeda, H., M. Hiraga, K. Shirasawa, M. Nishiyama, K. Kanahama and Y. Kanayama. 2013. Analysis of a tomato introgression line, IL8-3, with increased Brix content. *Sci. Hortic.* 153: 103–108.
- 加屋隆士. 2010. トマト. p. 307–334. 鶴飼保雄・大沢良編著. 品種改良の世界史 作物編. 悠書館. 東京.
- Leckie, B. M., D. M. Jong and M. A. Mutschler. 2012. Quantitative trait loci increasing acylsugars in tomato breeding lines and their impacts on silverleaf whiteflies. *Mol. Breed.* 30: 1621–1634.
- Lindhout, P. 2012. トマトの遺伝資源と育種. p. 31-60. エペ・フーヴェリンク編著. トマト オランダの多収技術と理論 (中野明正・池田秀男監訳). 農文協. 東京.
- 元木悟. 2014. 栽培技術の基本. p. 59–74. 篠原温編著. 野菜園芸学の基礎. 農文協. 東京.
- 緒方宣邦・野島博. 2000. 遺伝子工学キーワードブック 改訂第2版. p. 375. 羊土社. 東京.

- 斎藤岳士・福田直也・西村繁夫. 2006. 塩ストレス, 栽植密度ならびに果房直下の側枝が NFT 栽培トマトの収量および糖度に及ぼす影響. 園学研. 5: 415–419.
- Saure, M. C. 2001. Blossom-end rot of tomato(*Lycopersicon esculentum* Mill.) –a calcium- or a stress-related disorder? Sci. Hortic. 90: 193–208.
- 住田敦. 2003. トマトの品種. p. 231–236. 日向康吉・西尾剛編. 植物育種学各論. 文永堂出版. 東京.
- 田淵俊人. 2007. ナス科野菜. p. 21–44. 金浜耕基編. 野菜園芸学. 文永堂出版. 東京.
- 田中和夫. 1995. 野菜の高品種基準. p. 25–30. 日本施設園芸協会編. 野菜・果実・花きの高品質化ハンドブック. 養賢堂. 東京.
- Tanksley, S. D and R. S. McCouch. 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. Science 277: 1063–1066.
- Taylor, M. D. and S. J. Locascio, 2004. Blossom-end rot: A calcium deficiency. J. Plant Nutr. 27: 123–139.
- The Multinational Arabidopsis Steering Committee. 2013. The multinational coordinated *Arabidopsis thaliana* functional genomics project annual report 2013. <[http://arabidopsis.info/info/masc\\_2013.pdf](http://arabidopsis.info/info/masc_2013.pdf)>.
- The Tomato Genome Consortium. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. Nature 485: 635–641.
- Uozumi, A., H. Ikeda, M. Hiraga, H. Kanno, M. Nanzyo, M. Nishiyama, K. Kanahama and Y. Kanayama. 2012. Tolerance to salt stress and blossom-end rot in an introgression line, IL8-3, of tomato. Sci. Hortic. 138: 1–6.
- Wei, L., M. Xiao, A. Hayward and D. Fu. 2013. Applications and challenges of next-generation sequencing in Brassica species. Planta 238: 1005–1024.
- White, P. J. and M. R. Broadley. 2003. Calcium in plants. Ann. Bot. 92: 487–511.
- 吉田裕一・松野大樹・後藤丹十郎・高田圭太. 2010. 培養液濃度が根域制限-日射比例給

液栽培トマトの生育・収量と果実品質に及ぼす影響. 岡山大農センター報告. 32:  
15-19.

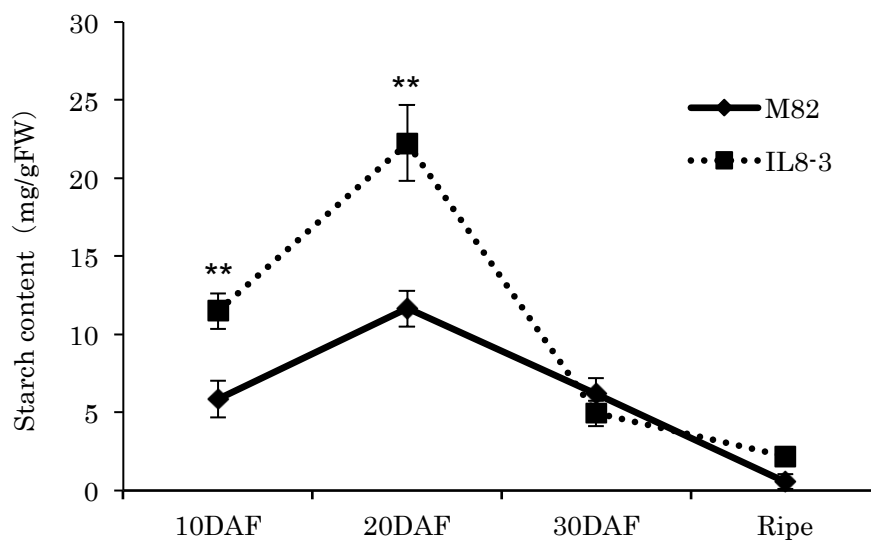


第1図 果実の発育段階別の糖含量

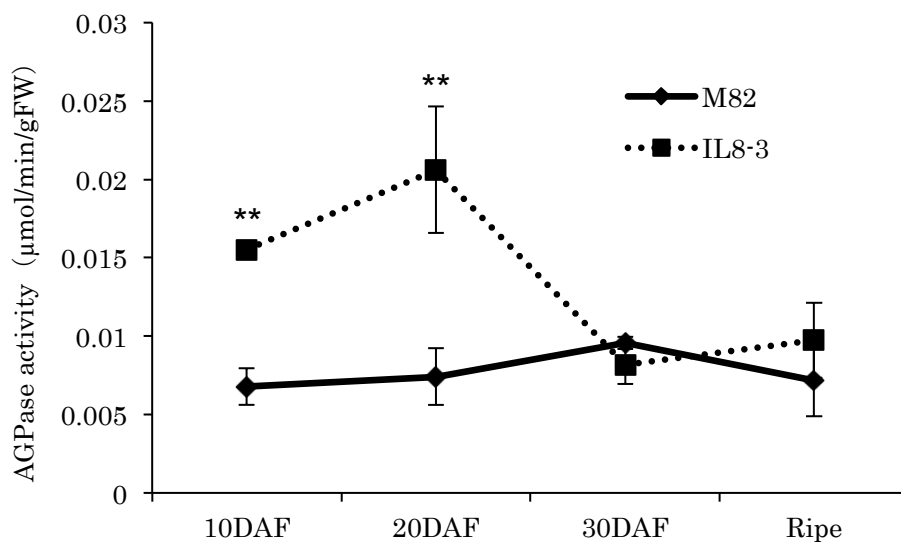
A: グルコース, B: フルクトース, C: スクロース, D: ヘキソース

縦棒は標準誤差を示す. \*は5%水準, \*\*は1%水準の *t* 検定で系統間に有意差あり (n=5) (Ikedaら, 2013)





第2図 果実の発育段階別のデンプン含量  
縦棒は標準誤差を示す. \*\*は1%水準の $t$ 検定で系統間に有意差あり (n=5) (Ikedaら, 2013)



**第3図** 果実の発育段階別のAGPase活性  
 縦棒は標準誤差を示す. \*\*は1%水準の $t$ 検定で系統間に有意差あり (n=5) (Ikedaら, 2013)